

離乳をめぐる諸問題

宮 本 邦 雄

1. 序

(1) 初期発達における授乳—吸乳関係の重要性について

ヒトの発達過程における自立の問題は、これまで青年期の研究が中心となってきた。これは、興味を中心が主に心理的離乳にあったことを示すものである。近年青年前期にみられる様々な問題行動の研究から、それ以前の幼児期、特に母子関係が心理的離乳にとっても重要であることが示唆されている(平井、1975)。母親との相互作用を通して、個人は幼児期に自立の基礎を形成していくと考えられる。

ヒトを含む哺乳動物における初期母子関係の中核をなすのは授乳—吸乳関係である。乳児期における授乳—吸乳関係の重要性を最初に指摘したのはFreudであった。Freudは、「精神分析入門」(1917)において、その精神分析理論の中核をなす性的エネルギーであるリビドーの発達は、口愛期、肛門愛期、潜伏期を経て性器期へと発展するが、各々の段階に対応する快感刺激帯(性感帯)、充足の目標と対象を持つと考えた。出生から1年半頃までは口愛期といい、リビドーは生命を保持して行くための栄養摂取の機能と結びついている。この快感を感じる中心は口であり、唇や舌などが性愛部位となり、欲求充足は母親の乳房を吸うことから得られる。乳児が乳房をしゃぶりながら、世にも幸せな表情で安らかに眠るのは、しゃぶるという動作それ自体が乳児に満足(性的快感)をもたらしていることを意味しているという。Freud(1917)によると、この母親の乳房を吸うことは、初めは栄養物の摂取という自己保存的活動に依存した形で現れるが、しだいに自立した自愛的快感(例え

ば指しゃぶりなど)へと発展し、その後の性活動全体に影響を及ぼすとした。

さらに、Spitz(1957)は、その対象関係理論において、ある人間を通して自分の目的が達せられる場合、その人間を対象と呼んだ。乳児が欲求満足のために依存する最初の対象は母親であり、この関係は本質的には、口唇、つまり授乳を通して形成されるとした。この関係は情動的なものであり、その後の全ての社会的関係のパターンを決定するとした。

一方、Miller、Dollardらの社会的学習理論の立場から、授乳—吸乳関係の重要性を指摘したのがSears(1957)である。彼は、母子間におけるこのような親に対する関係を依存と呼び、乳幼児の親に対する依存は、一次的動因(とりわけ飢餓動因)の低減と結びつくことにより獲得された二次的動因であるとした。最初の依存関係は、母親あるいはそれに代わる養育者との特定の関係であるが、依存はその後の対人関係に般化する。すなわち、①依存要求は獲得されるものであること、②依存要求の獲得のもっとも重要な契機は飢餓動因の低減である授乳であること、③最初の依存行動が向けられる対象は授乳者に限られること、の3点が強調された(Maier, 1965)。

しかしその後、母子関係における授乳—吸乳関係の重要性は徐々に軽視されるようになる。Harlow(1959)は、その愛情系の発達についての研究において、母ザルが持つ機能、すなわち柔らかい接触と授乳という2変数を代理母を用いることによって分離し、子から母への愛着がSears(1957)のいうような二次的動因説によらないこと、母親への愛情系の発達には柔ら

かい接触が必要であることを示した。また、Bowlby (1969) の愛着形成理論においても、吸乳行動は子の愛着行動の一部をなすに過ぎないとしている。

こうして、母子関係において重要なのは母子間のスキン・シップであり、授乳—吸乳関係は副次的なものとされるようになった。しかし、こうした授乳—吸乳関係の見方が、二次的動因説へのアンチテーゼとして出てきたということからか、余りにその重要性を軽視し過ぎていられるように思われる。母親の子への愛着形成を調べた Klaus & Kennel (1976) は、授乳—吸乳事態が含む母子の刺激作用のやり取りを検討し、その場面では、母子相互作用のあらゆる側面が出現しているとして重視した。近年、母乳哺育の重要性がとみに叫ばれているのも、母乳自体の栄養的効果と共に、こうした授乳—吸乳関係における緊密な母子相互作用のやり取りを重視してのことと思われる。

(2) 自立過程における離乳過程の重要性について

離乳は、子が上述の授乳—吸乳関係を停止し、外環境から直接摂取を開始するという、個体としての自立を形成する第一歩の過程である。さらに離乳は、生後毎日何時間か規則的に与えられてきた母親からの刺激作用、すなわち、授乳—吸乳事態にとりわけ高密度に含まれる温かい母乳の摂取、文字どおり肌と肌の接触、目と目のふれ合いなどの頻度が極めて低下することを意味している。

また、これまでの動物を用いた初期経験の研究は、生後初期の母子関係を初めとする様々な経験が後の行動発達に甚大な影響を与えることを明らかにしてきた (例えば、宮本、1986)。子が育っていく環境とは、主に母親が与えてくれる環境のことであり、特に自分自身で移動することのできない晩熟性哺乳類の子にとり、初期経験は母親によって与えられるといっても良いであろう。

離乳はこうした母親環境からの決別であり、その移行過程やその時期の母子関係を分析する

ことにより、自立における母親環境の意義が明確になると共に、離乳過程を規定する要因分析を行うことにより、ヒトを含む哺乳動物のその後の行動発達の解明に大きく寄与することになる。

2. 離乳の定義

(1) 広義の定義と狭義の定義

離乳は、他者への全面的依存から独立へという、他の発達段階ではみられない大きな変化を示すという点で、また、個体としての自立の第一歩であるという点で、極めて重要な発達の變化であり、摂取行動の発達としてその推移が記述されてきた。しかし、前述のようにこれを規定する要因については、一定の見解が得られていない。その理由の一つは、離乳に関して普遍的定義が用いられていないことにある (Martin, 1985; 1986)。そこで本節では、離乳の定義を検討する。

Galef (1981) によると、離乳とは幼生期の依存性から成体型の独立性への移行であって、発達のある時点で達成されるのではなく、一連の移行段階を経る漸進的過程であるという。例えば、もっとも広範に研究されているラットでは、胎児期の養育者への全面依存、生後初期の全面依存、母乳と固形物の混合食という部分依存、他個体の貯蔵した食物への依存、成体と共に外環境での摂取、独立の摂取といういくつかの発達段階を経て離乳が達成されるという (Galef, 1981)。

このように、広義には、離乳は独立した生理的、形態的、栄養的、行動的、社会的機能を持つ成体への変化を指すもので、出生時から繁殖時までを含む長い期間にわたる移行過程ということになる。一方、狭義の離乳は、母親の母乳への依存から脱して、独力での固形食物の摂取へと向かう変化という栄養的側面に限定された、比較的短期間の事象であり、操作的定義が比較的容易である。

Martin (1985) は、Trivers (1972) の親の投資という概念を用いることを提唱している。彼によると、親の投資率 (単位時間当りの投資量) は、出産後、子の成長にともない漸増し、ピークを示し、その後急激に減少するという。

離乳は、この親の投資率が急激に減少する時期を指すことになるという。そして、多くの哺乳類において、授乳が親の投資の主要なものであり、その指標として母親から子へのミルク転移率をあげ、実際の測度としては吸乳行動の持続時間が適当ではないかとしている。すなわち、吸乳行動の持続時間が急激に低下する時期が離乳期であるという。

(2) 本論文での定義

Galef (1981) の広義の離乳過程の定義をとるならば、胎児期の養育者への全面依存から、独立の摂取、さらには、餌場を初めとする外環境に関する学習や新しいコロニーへの移動などという非常に曖昧な自立の最終段階までを対象としなくてはならない。さらに独立の摂取とは何かが操作的に明確に定義されねばならないが、これには、ラットなどの種固有の自然状態における生態の解明が前提となろう。また、前述の Martin (1985) の吸乳時間の急激な低下という狭義の定義も、“急激な”減少とはどの程度かが明確にされてはいない。

そこでここでは、離乳を子の固形食物の摂食・摂水の開始および吸乳行動の停止という摂取行動の発達的变化の側面に基づいた狭義の定義をとることにする。本研究では、母乳と固形食物が摂取可能な事態において、固形食物も摂取し始める時点を離乳の開始期、吸乳を停止する時点を離乳の完了期と定義する。こうした観点を取ることによって、離乳を規定する諸要因の分析が可能となるであろう。

3. 離乳に関する問題点

離乳に関する問題点として、第一に、離乳過程そのものの解明がある。すなわち、摂取行動の発達がどのような移行過程を示すのか（離乳の時期、行動的特徴、母子関係の変化など）という問題である。第二は、行動発達の規定因に関するもので、離乳過程における成熟の要因、経験要因、及びそれらの相互作用の役割はどの程度なのかという問題である。

第一の問題として摂取行動の発達の解明とい

う立場から、Blass, Hall, & Teicher (1979) は次のような疑問点をあげている。①離乳期における子の摂食・摂水行動は、成体と同じ量的・質的コントロールのもとにあるのか、すなわち動機づけの上昇に伴い摂取量を上昇させ、胃内負荷により摂取量を抑制し、その他の生理的条件を変化させる操作に対して成体と同様の反応を示すか、②そのコントロールの出現、発達はいかなる経過をたどるか、③そのコントロールや食物選択を規定する特定の経験があるのか、④以前接近していた母親を、子が拒否するようになるのはなぜか。

さらに、吸乳行動と摂食・摂水行動の関係については次のような事柄が問題となる。離乳過程で生じる摂取行動の変化は、吸乳行動が発達して摂食・摂水行動に変化していく連続的過程なのか、それとも、吸乳行動と摂食・摂水行動は相互に無関係な非連続的過程なのかという問題であり (Hall & Williams, 1981)、さらに、その背景となる動機づけシステムが吸乳行動と摂食・摂水行動とでどう違うか、あるいは同じかという問題がある。

第二の問題は、吸乳行動から摂食・摂水行動への移行がいかなる要因により規定されているのかという問題であり、それまで吸乳行動を通して栄養物の摂取をしていた子が、摂食・摂水行動を採用するようになるのはなぜか（すなわち、いかなる要因が作用したためか）という疑問である。

摂取行動に限らず、行動発達や母子関係について広範に研究されてきたのはアルビノ・ラットである。ラットは繁殖期間が比較的短く、晩熟性のため、発達過程の各段階を詳細に分析することができる。そこで、本論文においては、ラットを主たる対象として取り上げていく。

また、発達段階におけるある時点での発達的变化には、通常それ以前にその準備期間が存在する。例えば、Piaget は、発達段階の基準の一つとして、「統合性」をあげている。その有名な認知発達説において、彼は、知的操作の構造という点から認知的発達をいくつかの時期に区分したが、ある段階において形成される構造は、

次の段階で形成される構造の要因となるという。感覚運動的操作の段階での対象の永続性は、具体的操作の段階での保存の基盤となるのである(波多野、1965)。このように、以上の疑問点を解明するためには、離乳期の行動発達を調べるばかりでなく、それ以前の発達経過をも検討する必要がある。以下の節では、母子関係、吸乳行動—摂食行動の関係を中心にその発達を規定する要因についての理論的分析を概観し、さらにこれまでの研究結果を検討することにより、それらの理論の妥当性についての考察を加え、問題点を指摘していきたい。

4. 母子関係に関する理論的考察

(1) 親の投資説と母子の競合

親と子の繁殖上の利害関係は一致しないとする立場から、母親が母子関係を規定すると考えるのがTrivers (1972; 1974)である。母子関係の進化について、Trivers (1972)は親の投資という概念を用いて論じている。ここで親の投資とは「別の子に投資する親の能力を犠牲にして、ある子の生存のみこみ(そしてその繁殖的成功)を増大させるような、親による各々の子へのあらゆる投資」である。さらに、Trivers (1974)は、子を母子相互作用の行為者としてみると、親と子の利害関係はある点ではぶつかる指摘した。すなわち、自分の適応度を最大にしようとする親は一般にその子全てに世話を向ける。一方、自分の適応度を最大にしようとするそれぞれの子は、親が適応的である以上に、親による世話を要求するのである。ここに親と子の競合が生じる(Dewsbury, 1978)。

すなわち、Triversによれば、母子はある程度(繁殖的要求にたいして)競合的であり、各々がその包含適応度(inclusive fitness)を最大にしようとする。自然選択の作用により、子は親が与えるよりも多くの投資を求めようになったと考えられた。子は親の投資から繁殖上の利益を求め、親は現在の子のためにエネルギー変換を続けるか、未来の(次の子の)投資のために(現在の)投資を控えるかの損失と利益を考えねばならない(Dewsbury, 1978)。

しかし、この親の投資説(母子間の競合説)は母子関係の進化についての仮説であり、母親の投資量の変化と子の行動発達の関係といった行動の直接原因を明らかにしてはいない。

(2) 宿主—寄生者説

Galef (1981)によると、親の投資と親子の競合の論議は、相互作用がなされている間の母子の行動について、つぎに示すようないくつかの意味を持つという。

①母子間の競合は、母親が子への投資の量と期限の上限を設定し、子の最低限の要求がその下限を決めるという事態の中で進化してきた。しかし、通常の繁殖過程において、親の投資が子の要求の下限を下回ることはほとんどない。すなわち、通常は、母親の投資量の上限と子の最大限の要求が母子間の競合をなすことになる。そこで、母子相互作用を考察するとき、依存状態にある子が対応しなければならない環境を与えるものとして、母親をとらえることが必要であろう。

②母子相互作用においては、母親と共に、子も能動的な参加者である。子は、母親の恩恵を受動的に受けるのではなく、母親からの投資を能動的に引き出すものでもある。

③子は未熟で無能な存在ではなく、親による制約を受けた環境の中で、親の投資を獲得し、成長し、その包含適応度を最大にするような適応的、身体的特徴を示すものである。

以上よりGalef (1981)は、母子関係のメタファーとして宿主—寄生者関係を取り上げ、母親の行動的变化に対する子の行動の発達の变化を考察した。寄生は、通常、寄生者が宿主に代謝的に依存する異種の2個体間の緊密な関係と定義されるが、Galef (1981)はこれを同種個体間の関係をも含むものとし、就巢性哺乳類を“繁殖的寄生”と呼んだ。宿主との寄生的相互作用の様式が異なると、寄生生活を続けるためには、寄生者側で異なった感覚的、運動的、身体的、行動的適応が必要となる。寄生動物は、器官のいくつかが消失していることから、“退化”しているという見方があったが、特定の生態的ニッ

チェへの適応的特殊化とみたほうがよいことになる。就巢性哺乳動物の子は、しばしば“無力で未熟”とされてきたが、これも特定の生態的地位に適応した依存としてとらえることが必要である。

Galef (1981) によると、このメタファーの有効性は、第一に、加齢に伴い子の宿主の利用の仕方と、資源としての母親への依存度が共に変化していくことが明確になることである。第二に、子はその相互作用における協力的パートナーではなく、いわば母親を利用する者であることを明らかにする。

彼は、宿主—寄生者関係を、体内寄生か体外寄生か、受動的に待つか能動的に探すか、完全な寄生か部分的な寄生か、連続寄生か間欠的寄生か、という条件分析によりとらえ、母子関係における子の行動発達を以下のような寄生的様式の特徴から分類した。①出生前の胎児—完全な、連続的、受動的、体内寄生者、②出生時—完全な、間欠的、受動的、体外寄生者、③その後—部分的、間欠的、能動的、体外寄生者、④離乳後—共卓動物。

宿主との寄生的相互作用の様式が異なると、寄生生活を続けるためには、寄生者は、宿主が与える環境の変化への異なった感覚的、運動的、身体的および行動的適応が必要となる。Galef は、母親の投資の変化（子に与えられる授乳、体温、移動、巣造りによるエネルギー）を考慮し、子の発達段階を次の3つに分け、その典型的日齢での行動的適応様式を記述した。①母親への完全な依存期（5日齢頃がその典型）、②依存から独立への移行期（18日齢頃がその典型）、③独立が可能となる時期（40日齢がその典型）。

宿主—寄生者説によると、子は変化しつつある母親環境へ適応していく存在であり、離乳は母乳の質・量的変化や母親行動の変化に対する適応様式の変化ということになる。すなわち、母親による投資の低下（母乳量や母親行動の変化）が子が経験することによって、そのエネルギー欠乏を外環境からの摂取により補うことを強調する。

(3) 母子同期性説

Galef (1981) は、ラットの子がさらされる母親環境を、子とはある程度独立したものとしてとらえていた。一方、Rosenblatt (1965) は、哺乳類幼体の心理・社会的発達の理解の鍵は母子間の相互作用にあるとし、変化する母親環境との関係で子の行動発達を調べる必要性を説いた。すなわち、母親は子に対して能動的に反応するが、母親の生理的・心理的状态は子との連合の結果変化し、それは子の側でもいえることを指摘した。また、子に対する母親の変化しつつある行動は、その変化しつつある内的状態を反映すると共に、子の変化しつつある特徴に対する反応でもあるとした。以上の結果として、子の社会的発達は、子と母親の両者の発達の相互作用の一つであることが強調されたのである。

こうした相互作用の一つの側面が母子行動の同期性であるとRosenblatt (1967) は述べている。母性行動のサイクルと子の行動発達を調べてみると、出産後の各段階において母性的活動の質・量と子の欲求・能力の間には、見事な適応的同期関係がみられるのである。すなわち、授乳—吸乳行動に限ってみると、母親の巢内授乳反応は、出産後13—14日目頃から減少し始め、17—20日目頃にはほとんどみられなくなる。また、巢外での授乳反応は15—16日目頃から出現し、19—20日目頃でピークを示し、その後減少する。一方、子側の吸乳行動については、移動行動が可能となる14—15日齢頃から、子は巢外での吸乳行動を多くするようになり、17—18日齢頃から吸乳反応だけでなく、環境から直接、摂食・摂水行動を示すようになる。上述の母親側の授乳行動の変化と、子の吸乳行動、摂食・摂水行動の変化とは密接な対応を示している。

こうした母親の子に向ける行動と子の母親に向ける行動の発達の同期性は、Rosenblatt & Lehrman (1963) によると、母親あるいは子のどちらかが他方に向ける行動を合わせていくといったものでなく、両者により規定されているという。すなわち、母性行動は発達しつつある子の要求の変化に対応して変化する（同期性の一因が子の側にある）。一方、子の行動は母親が与える環

境の変化に対応して変化する（同期性の一因が母親側にある）。すなわち、母子両者の行動が、子の特性や要求・母親環境の変化に対応して変化していくといえる。

しかし、以上のように、相互作用として母子関係を捉えることの重要性が指摘されてきたにもかかわらず、その母子相互作用において母親と子がどのような行動を相手に向け、相互にどのような影響を与え合っているのかということについては不明な点が多い。

（4）共生関係説

宿主—寄生者説は親の投資説に基づき、子が発達していく環境の規定者として母親を捉え、親から子へと資源が一方的に流れることを仮定しているが、共生関係説（Alberts & Gubernick 1983）は、母子間の相補性（reciprocity）と資源の相互交換を強調する。

相補性の概念はRosenblattの同期性概念をさらに進めたもので、双方の状態や活動は他方が与える刺激により相補的にコントロールされているとする。「特定の相補的關係に緊密な双方向性が存在する場合、もたらされるループは2者間の事象を同期させる。発達の同期性の順序、体制化、タイミング、コントロールは、2者間のそれぞれに完全に内在するものではない。一方のなんらかのコントロールは他方にその原因が見いだされる。これが相補性、相補的關係の概念である（Alberts & Gubernick, 1983pp11-12）」。両者の近接を維持する行動にかかわる相補性は、子が種々の刺激作用を発し（超音波発声（Bell, 1974）や排泄物の嗅覚的・味覚的刺激（Moore & Moelli, 1979））、母親がそれを手がかりに接近や子なめ反応を起こす。一方、母親の腹部の嗅覚刺激は子の吸乳行動を導き、排泄する糞や尿により子の接近行動が解発される。こうした相補性は種々のレベルでなされ、両者の行動的、ホルモンの成熟の調整がなされる。

さらに親子間には資源の共有を含む代謝的相互依存、すなわち資源の交換がみられる。子は母親の養育行動を通して投資を受けるばかりでなく、母親の水分バランス、体温調整、食物摂

取などにおいて一定の役割を果たしている。例えば、生殖器付近の子なめ反応は子の排泄を促すと共に、授乳によって失う母親の水分を取り戻す働きをもつという（母乳の73%は水分、65-70%を回収、Gubernick & Alberts, 1983）。さらに、通常は授乳を伴う子との接触は、子の体温を保持するとともに、授乳期に上昇する母親の体温を調節している（Leon, Croskerry & Smith, 1987; Woodside & Leon, 1980.）すなわち、代謝熱過剰の母親はリターを体温低下のための冷却装置とし、変温性の子は母親から熱が伝達されることにより体温を保持するのである。

交換される資源には、栄養、体温、機械的エネルギー、水分、電解質、抗体、バクテリア等の代謝的なものと、触覚的、聴覚的、視覚的、嗅覚的刺激作用が含まれる非代謝的なものとがあり、交換のレベルも行動的、生理的レベルの両者に交差する場合もあるという。このように母子の発達の2者（developmental dyads）の関係は、以下の共生的連合の基準を満たすことになる。①両者は緊密な身体的近接をもって相互作用する、②代謝物の能動的、双方向的交換がみられる、③資源の交換は両者のホメオステシスに寄与し、相互代謝的依存をなす、④同一の巢資源を共有する。こうして、母子の2者を一つの共生単位としてとらえることで、刺激作用と相互関係について新しい見地を開くことになるという。

（5）吸乳行動と摂食・摂水行動の非連続説

前述の諸説が、母子関係及び子の行動発達についての見解であるのに対し、吸乳行動を摂食行動の発達過程として見ていこうとする立場がある。Hall et al. (1983) は、吸乳行動と摂食・摂水行動の関係について、離乳期において吸乳システムが摂食システムへと吸収される連続的過程とする見方と、吸乳と摂食は分離したシステムであり離乳期になんらかのコントロールを共有する非連続的過程とする2つの見方があるとした。さらに、吸乳行動と摂食行動における、①反応型の違い、②行動の外的コントロールの違い、③行動の内的コントロールの違い、

④神経構築の違い、⑤経験要因の効果の違いをあげ、両者は異なるシステムであり、摂食・摂水行動は吸乳行動に起源を持つとは言えないとした。

Hallらは、吸乳行動をOppenheim (1981)のいう個体発生的な過渡的適応の一種と考えている。離乳とは、摂取形態が吸乳行動システムから摂食システムへと転換することである。それらの構造は各々独立に発達し、離乳期には両者が共存することになる。彼らは、各々の行動をコントロールする外的・内的コントロールの発達的变化には、成熟要因が強く関与していると考えている(Williams & Hall, 1980)。

またDrewett (1979)は、子ラットの母乳摂取量が成体では渴を引き起こす刺激(浸透圧刺激)によって影響されないこと、またテスト条件を注意深くコントロールすると、子ラットにも摂水行動を活性化できることから、母乳摂取の動機づけシステムと渴の動機づけシステムとは別のものであることを指摘した。さらに、母乳摂取と摂食については、胃内への過剰負荷は類似した抑制効果がみられるものの、グルコース感受性の発達を見ると、両者は異なる動機づけシステムを持つと考えたほうがよいと示唆している。

5. 離乳過程の研究と問題点

(1) 離乳研究の視点

本節では、これまで得られた実験結果より、離乳過程に関する以上の仮説の妥当性を考察していく。行動発達の規定要因は、遺伝(成熟)か環境(経験、学習)か、あるいはその両者かという問題として取り上げられ、さらに各々についての特定の要因分析がなされるようになってきた。

前述の母子関係に関する諸仮説は、発達を規定する従来の要因分析の枠組みの中でとらえ直すことができよう。すなわち、第一に、母親の投資説・宿主-寄生者説は、母親による投資の低下(母乳量や母親行動の変化)を子が経験することによって、そのエネルギー欠乏を外環境からの摂取により補うことを強調する。離乳の

時期は母親環境により決定されることになる(経験要因の重視)。

第二に、同期性説と共生説は、子側の母親環境の変化に対する適応的变化とともに、子が与える刺激作用による母親側の変化をも重視する。すなわち、子の行動発達と母親の母性行動の推移は、互いに独立したものではなく相互依存的であるとする。離乳は、子の形態的变化や行動発達、母親の母性状態や行動の変化、及び母親環境の変化に対する子の摂取行動の変化、子の摂取行動の変化に対する母親行動の変化という相互作用として進行する(相互作用説)。

さらに、摂取行動の発達過程の分析という立場から、その規定要因について直接言及してはいないが、吸乳-摂食非連続説(Hall, & Williams, 1983)は、吸乳行動と摂食・摂水行動の発達は並行しており、吸乳行動が摂食・摂水行動へと連続的に移行するのではないとする。成体型の摂取行動は出生直後に既に(条件さえ整えてやれば)発現可能であり、その外的コントロールの発達が離乳の時期を決定する。それは、今のところ成熟によっているらしいとしている(成熟要因の重視)。

本節では、離乳を吸乳行動の停止と摂食・摂水行動の開始と定義し、この過程が成熟によって決定されるのか、経験によって決まるのか、あるいはその両者によるのかを検討する。このためには以下の諸点を明らかにしなくてはならないが、成熟過程は個体に遺伝的に組み込まれたプログラムにより発現してくる過程であり、実験的に操作を加えることはできない。そこで母親環境の操作による影響を中心にみていく。

①母親の母性状態(母性行動及び母乳供給量)は、出産後どのように変化するか。この問題は、子が経験するであろう母親環境の変化を明らかにすることになる。

②吸乳行動の消失は、母乳供給量の低下と関係があるか。これは、子が経験するであろう母親環境のうち母乳供給量の低下が吸乳行動の消失を促進するか、母乳供給の維持が吸乳行動の消失を妨げるかどうかを明らかにすることになる。

③摂食行動の出現は、母乳供給量の低下と関係があるか。これは、子が経験するであろう母乳供給量の低下が摂食行動の出現を促進するか、母乳供給の維持が摂食行動の出現を妨げるかどうかを明らかにすることになる。

④吸乳行動の変化は母性状態（母乳供給量、母性行動）に影響するか。これは、子の吸乳行動レベルの低下が母乳供給量や母性行動の減衰を促進するか、高レベルの吸乳行動が母性状態を維持するのかどうかを明らかにすることになる。

(2) 授乳期における母親環境の変化

まずこれまでなされてきた母性行動の変化に関する諸研究を概観し、その問題点を指摘してみたい。母性行動の研究は、テスト法や観察法など種々の方法によりなされてきたが、まず、Rosenblatt, & Lehrman(1963)は、リターから母親を一時分離し、一定日齢の養子をテスト刺激とする方法を用いる授乳テスト、子運びテスト、巣造りテストにより、母性行動の推移を調べた。その結果、これらの母性行動成分は出産後2週間は高いレベルを示すが、巣造りはその後急減して18日目まで消失し、授乳・子運びは18日目まで低下するがその後漸増することがわかった。こうした変化は、日齢の一定したテスト養子を用いていることから、母親の状態を反映しているとしている。しかし、授乳・子運びが離乳期に近づくにつれ再び増加するという奇妙な結果が得られているように、こうした実験的方法は母子の通常の相互作用を妨げ、妨害されない状態で母性行動の生起レベルとはやや異なった結果をもたらすことになってしまうとも考えられる。

一方、Grota, & Ader(1969)による研究では、2部屋からなるケージを用いて巣内時間と頻度、持続時間が測定された。被験体のうち半数はSeitz(1958)の修正母性行動尺度によりその母性行動が評定された。Rosenblatt, & Lehrman(1963)の結果と異なる点は、授乳日齢に伴いより急激な減少傾向がみられることであるが、これは巣の利用状態の変化によるとされた。さらに、母性行動尺度の「授乳」と「巣の状態」は

巣内時間とほぼ一致した減少傾向を示したが、「巣造り」「子運び」はばらつきが大きく、巣内時間との相関もみられなかった。これは、前述のようにテストによる方法は母子の自然な相互作用を妨げることを示す。また、巣内時間だけでは母性行動の各成分の変化が不明であり、巣の形状や巣の利用状態が授乳期後半に変化することから、母性行動の観察も必要と思われる。

他方、タイム・サンプリング法による観察を行ったPriestnal(1972)は、C3H系マウスを被験体とし、出産後3週間にわたり1日毎に4時間の観察を行った。その結果、巣内時間については後期に増加傾向がみられるものの、Grota & Ader(1969)の結果とほぼ同じ減少過程が報告された。母性行動の各成分についてみると、授乳・子なめ・巣造りは減少傾向がみられ、巣造り・子なめは極めて少なく、子運びはほとんどみられなかった。これは前述のようなテスト法に伴う妨害効果が観察法では小さいことによると考えられる。

以上、母性行動の発現経過をみると、各成分は分娩直後より発現し、2週目頃まで高いレベルを保ちその後3週目には減少していくが、研究方法によってはやや食い違った結果がみとめられた。テスト法は母子の自然な相互作用を妨げることになるという欠点を持ち、連続記録による巣内時間だけを指標にすると、母性行動の各成分の変化が不明となってしまう。さらに、一日一度のタイム・サンプリング法による自然観察法は、かなり長時間にわたり行わないと日内リズムの影響を受ける可能性がある。すなわち、タイム・サンプリング法による自然観察法を用いるにしても、比較的安定して母性行動が出現する一定の時間帯で、被験体の覚醒水準を一定にするような操作を行った後に行う必要がある。

さらに、離乳期に近づくにつれて子が経験する母親行動の変化としては、授乳反応の減少、授乳時間の短縮、連れ戻し反応の減少、授乳の拒否の増加などが報告されている(Rosenblatt, 1969)。

また、母乳供給量は分娩後漸増し、出産後15日

齢でピークを示し、その後漸減し始め、27—28日齢で停止することがアイソトープを用いた研究により明らかにされた(Babicky et al, 1970)。このようにみえてくると、母性行動成分の変化や母親の投資として最も大きな比重をしめる母乳供給量の変化から、母親の母性状態は出産から10日頃までの増大期、20日頃までの維持期、30日頃までの衰退期と分けることができよう。しかし、授乳行動自体にいかなる質的变化がみられるかは不明である。

(3) 吸乳行動の衰退・停止における母親環境の役割

Galef(1981)は、依存から独立への移行期の代表例として18日齢をあげている。この時期は、部分的、間欠的、能動的体外寄生から共卓動物への移行期であり、この時期の行動的変化の顕著なものは、摂取コントロールの発達であるとする。新生子は、母乳摂取のためにほとんどコストがかからないが、18日齢の子は、低下する母乳のエネルギー供給と外環境の無限の食物源に接近し摂食するために、より大きなエネルギーを必要とする。この頃、同種の成体が行うように、いつどこで摂食するかについて、利得—損失の決定をしなくてはならない。こうして、成体型の摂取コントロールが発達してくるという。

これに関しては以下のような報告がある。

Hall & Rosenblatt(1977, 1978)によると、15日齢では食物剥奪の時間を長くしてもミルク摂取量は増加しないが、20日齢で増加すること、10日齢で栄養的負荷によりミルク摂取量は低下しないが、20日齢ではそれがみられることを報告した。また、食物剥奪を受けた子は、14、16日齢で、吸いつき反応潜時が増加するが、11、13日齢ではみられない(Hall, Cramer, & Blass, 1975; 宮本・藤田, 1983)。さらに、15、17日齢子は、母乳のでない乳頭を離れ別の乳頭に吸いつく反応を頻繁に示す(Hall et al., 1975)。こうした、吸乳行動の欲求的成分及び完了的成分の内的コントロールの発達は、宿主としての母親環境の変化に適応したものであるという。すなわち、生後初期には、移動行動も未熟で授

乳—吸乳エピソードの開始は母親に委ねられており、機会が与えられれば内的状態に関係なく吸いつき反応を示すのが適応的となる。

一方、Williams, Hall, & Rosenblatt(1980)は、吸乳行動の停止について成熟要因の重要性を指摘した。20、25日齢の子ラットで、口腔内刺激および栄養的(空腹)刺激が吸乳行動の飽和にどの程度影響しているのかが検討された。まず、22時間食物・母親剥奪後の子ラットに胃内に直接ミルクを注入した後、吸いつき反応テストを行ったところ、両日齢とも反応の抑制効果はみとめられなかった。これは、吸いつき反応の飽和には、摂取反応(吸乳あるいは摂食)に伴う口腔内刺激が必要であるらしいことを示している。しかし、剥奪の後、食物摂取を許してから吸いつき反応テストを行ったところ、20日齢では影響なかったが、25日齢では吸いつき反応の抑制がみられた。すなわち、20日齢までは、吸乳反応の剥奪が吸いつき反応を引き起こすのは、それに伴う食物剥奪の効果よりも口腔内刺激の剥奪の効果によるらしい。25日齢になると、吸乳反応の飽和を生じさせる口腔内刺激の種類が増大する。すなわち、摂食による口腔内刺激作用も吸乳反応を抑制するようになる。こうした発達的变化は、母体刺激の変化や母親の行動的变化、あるいはリター内での経験事象に依存しているわけではなかった。この結果より、吸乳行動から独立の摂食行動への変化は神経系の成熟に依存しており、成熟説を支持するものといえる。このように、吸乳行動の発達の異なった側面において経験要因と成熟要因の寄与の程度は異なり、決定的なことはいえない。また、母乳供給が通常よりも長い期間維持された場合、吸乳行動が果して維持されるのかという疑問も残されている。

(4) 摂食行動の開始における母親環境の役割

摂食行動の個体発生及びそのコントロールについては、Hall とその共同研究者達が一連の報告を行っている。まず、Hall(1979)は、カニューレによる口腔内へのミルク注入に対する1—20日齢の子の行動及び摂取量を調べた。1—

6日齢子は、24時間剥奪後、ミルク注入により強い行動的活性化を示した。それ以降の子はそうした反応をとらず、摂取に関連し食物に向けられた行動型を示した。これらの結果は、出生直後から子は吸乳行動とは別の能動的な摂取形態をとることができること、その摂取は生理的コントロールの下にあること、食物は子にとり賦活作用をもつこと、成長するにつれ摂取反応は無方向的な活性化から方向性のあるものへと発達することを示している。さらに、Hall, & Bryan(1980)は、保温されている場合、3日齢の子は、床に散在している食物を摂取すること、その摂取量は剥奪の程度に応じたものであることを見いだした。しかし、食物が床の一部に集中されると摂食反応は生じず、それは定位ができないことによると考えられた。さらに、環境温度が高い(38℃)ことが、摂食行動の活性化に必要と報告された(Johanson, & Hall, 1980)。

自発的摂食反応は14日齢頃出現し、摂取量は徐々に増加していく(Rosenblatt, 1969)。離乳期の吸乳・摂食行動は両者が並存する時期であり、その内的コントロールの発達は複雑であるが、体重のコントロールが発達するのは性成熟後であり、それ以前は成体レベルと比較すると過食である(Teitelbaum, Cheng, & Rozin, 1969)。

外環境からの自発的摂食行動の開始の規定要因について、Thiels, & Alberts(1985)は、独力の摂食・摂水の発達における母乳供給量の役割を調べるため、生後14日齢で、リターサイズを8匹から4、12匹に変える、母親への接触時間を制限する(8、12時間)という操作を行い、摂取行動への影響を検討した。母乳供給量が多い統制群と比べ、両操作による母乳低下群は、エネルギー欠乏に対し摂食と摂水によって補い、操作前の体重増加率を回復した。すなわち、母乳供給量の低下が摂食(約1日)、摂水(約2日)の開始を早めることが示された。これは経験要因の重要性を示しているが、吸乳行動の停止については検討されていない。

摂水反応の発達は、細胞内脱水に対する反応について検討されてきた。まとめてみると、2日齢で、口腔内に注入された水を摂取する

(Wirth, & Epstein, 1976)。6日齢になると、細胞内脱水により水に対し頭部を向け、なめる反応が出現する(Blass et al., 1979)。14日齢で、脱水により、保温された水口から摂水を行う(Almli, 1973)。16日齢で、脱水に対し、水に接近し、摂水反応を示すようになる。28—30日齢で量的コントロールが可能となる。

Galef(1981)によれば、固形食物の摂取の開始は母乳供給量の低下によるが、吸乳行動の停止する時期を規定するのは、徐々に生ずるラクターゼ欠損とそれに伴う胃腸の不快感による母乳への味覚嫌悪学習であろうと推測された。同期性説と母親環境説の大きな違いは、Rosenblattが子の刺激特性や行動の変化に対して母親が母性行動を停止するとみるのに対し、Galefは母親環境の変化への適応的变化として離乳が生じるという見解を取る点にある。これは離乳をめぐる大きな問題として残されている。

一方、食物の選択に関しては、経験要因の重要性が指摘されている。すなわち、第1に、母乳の味覚刺激によって食物の偏好が規定され(Galef, & Sherry, 1973)、第2に、子ラットは巢外では母親の周囲で摂食を開始するため、成体と同じ食物を摂取することになる(Galef, & Clark, 1971)。また、子は母親をモデルとする社会的学習によって、食物偏好を発達させることがGalefらの研究により明らかになってきている。しかし、吸乳行動の消失や摂食・摂水行動の出現における経験要因の役割は検討されておらず不明な点が多い。

(5) 母性状態の低下における子の吸乳行動の役割

以上の論議は離乳に向けた子の発達的变化が中心であったが、Rosenblatt(1965)の母子同期性説にあるように、離乳過程は母子の相互作用により進行する過程であるとの見解を筆者は取る。離乳は、子側の吸乳行動の停止、摂食行動の開始であると共に、母親側の授乳行動の停止でもある。そこで、子の行動的变化の母性状態への影響をも取り上げる必要がでてくる。

母子相互作用の衰退期における母性行動と子

の行動発達の同期性について、Rosenblatt(1969)は次のように述べている、「2週目を過ぎて母子関係は急速な変化を示す。……この時期の授乳—吸乳行動の変化を取り上げてみると、徐々に、子が吸乳行動を開始するようになり、巢外の母親に接近し、母体の下にもぐり込み、吸いつき吸乳する。母親は、それを許すように単に姿勢を調節するだけである。……pp10—11」。母親が子の吸乳のための接近を拒否し始める頃と、子の自発的摂食・摂水の開始はほぼ同時期であり、30日齢頃に離乳するという。また、彼は日齢の異なる養子の母性行動に及ぼす影響を検討しているが、出産後初期に限られており、離乳期の母性行動の消失への影響は不明である。しかし、幼若な子を養子として与え続けることにより、母性行動や母乳分泌が長期にわたり維持されるという研究もあり (Nicoll, & Meites, 1959)、母親環境も子の発達にある程度依存していることがうかがえる。

6. まとめ

最後に、離乳に関する問題点についてこれまでの研究結果からいえることをまとめてみたい。

(1) 母親の母性的行動及び母乳供給量は、出産後どのような経過を経て衰退していくのであろうか。母乳供給量の推移についての研究から、出産後初期の10日目頃までを母乳状態がやや不安定な開始期、20日目頃までを授乳量がピークとなる維持期、30日目頃までを衰退期とみることができよう。しかし、それぞれの時期で授乳行動にいかなる質的特徴があるかは不明であり、授乳—吸乳関係における母子の関与の程度も検討を要する。

(2) 吸乳行動の停止は、母乳供給量の低下に対して生ずるのであろうか。リター・サイズや母子の摂食時間の操作、授乳日齢の異なる養母を用いることなどにより母乳供給を操作することは可能であるが、この問題については全く検討されていない。さらに、母乳供給を通常よりも増加させることにより吸乳行動が維持されるのだろうかという点にも興味をもたれる。

(3) 摂食行動の開始は、母乳供給量の低下に対

して生ずるのであろうか。母乳供給量を制限する操作によって、摂食・摂水の開始が早まることが見いだされた。しかし、前述のように、母乳供給の維持により摂食・摂水行動の発達が遅れるかどうかは検討されていない。

(4) 吸乳行動の衰退は、母親の母性的行動及び母乳供給量に影響するか。授乳—吸乳関係において、母子のどちらかを独立変数に用いても、母子の相互作用がある程度続く事態では、その独立変数が従属変数による影響を受ける可能性がある。離乳は子が母親から独立するばかりでなく、母親が子から離れるという側面をももつ。こうした離乳期における相互作用を解明するためにも、母性状態への子の発達の影響を検討する必要がある。

(5) 吸乳行動と摂食行動はいかなる関係にあるのか。吸乳行動から摂食行動あるいは摂水行動へと連続的に発達していくのか。あるいは、両者は独立に発達する行動型なのか。先行研究によると両者は独立したシステムと考えた方がよいと思われるが、上述の諸問題を解明することによりこの点にも言及することができよう。

筆者はこれまで、母子関係の発達的变化をラットの授乳—吸乳行動を中心に研究してきた。以上の離乳に関する諸問題についても、母子相互作用説を支持するいくつかの知見を得ている。母子相互作用と離乳過程に関する我々のデータと仮説はつぎの機会に紹介したい。

引用文献

- Alberts, J.R., & Gubernick, D.J. 1983 Reciprocity and resource exchange: An symbiotic models of parentoffspring relations.
In L.A. Rosenblum & H. Moltz (eds.) *Symbiosis in Parent-Offspring*. New York: Plenum Press. Pp. 7-44.
- Almli, C.R. 1973 The ontogeny of the onset of drinking and plasmaosmotic pressure regulation. *Developmental Psychobiology*, **6**, 147-158.
- Babicky, A., Ostadalova, I., Kolar, J., & Bibr, B. 1970 Use of radioisotope techniques for determining the weaning period in experimental animals. *Physiol. Bohemoslov.* **22**, 557-566.
- Bell, R.W. 1974 Ultrasounds in small rodents: Arousal-produced and arousal-producing. *Developmental Psychobiology*, **7**, 39-42.
- Blass, E.M., Hall, W.G., & Teicher, M.H. 1979 The ontogeny of suckling and ingestive behaviors. *Progress in Psychobiology and Physiological Psychology*, **8**, 243-249.
- ボウルビー, J. 黒田実郎・大羽 薫・岡田洋子 (訳) 母子関係の理論(1)愛着行動 (Bowlby, J. 1969 *Attachment and loss, vol. 1: attachment*. London: The Hogarth press.)
- Counsilman, J.J., & Lim, L.M. 1986 The definition of weaning. *Animal Behaviour*, **33**, 1023-1024.
- Dewsbury, D.A. 1978 *Comparative Animal Behavior*. New York: MacGraw Hill Book company.
- Drewett, R.F. 1979 The developmet of motiova-tional systems. *Progress in Brain Reseach*, **48**, 407-417.
- フロイト, S. 安田徳太郎・安田一郎 (訳) 1970 改訳 精神分析入門 角川書店 (Freud, S. 1917 *Vorlesungenn zur Einfuhrung in die Psychoanankyse*)
- Galef, B.G., Jr. 1981 The ecology of weaning: Parasitism and the achievement of independence by altricial mammals. In D.J. Gubernick and P. H. Klopfer (eds.) *Parental Care in Mammals*. New York: Plenum Press. Pp. 211-241.
- Galef, B.G., Jr., & Clark, M.M. 1971 Social factors in the poison avoidance and feeding behavior of wild and domesticated rat pups. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **78**, 213-219.
- Galef, B.G., Jr., & Sherry, D.F. 1972 Mother's milk: A medium for the transmission of cues reflecting the flavor of mother's diet. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **83**, 374-378.
- Gubernick, D.J., & Alberts, J.R. 1983 Maternal licking of young: Resource exchange and proximate contorols. *Physiology and Behavior*, **31**, 593-601.
- Hall, W.G. 1979a Feeding and behavioral activation in infant rats. *Science*, **205**, 206-209.
- Hall, W.G. 1979b The ontogeny of feeding in rats. I Ingestion and dehavioral responses to oral infusions. *Journal of Comparative and Phsiological Psychology*, **93**, 677-1000.
- Hall, W.G., & Bryan, T.E. 1980 The ontogeny of feeding in rats. II. Independent ingestive behavior. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **94**, 746-756.
- Hall, W.G., Cramer, C.P., & Blass, E.M. 1975 Developmental changes in suckling of rat pups. *Nature*, **258**, 318-320.
- Hall, W.G., & Rosenblatt, J.S. 1977 Suckling behavior and intake contorol in the developing rat pup. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **91**, 1232-1247.
- Hall, W.G., & Rosenblatt, J.S. 1978 Development of nutritional contorol of food intake in suckling rat pups. *Behavioral Biology*, **24**, 413-427.
- Hall, W.G. & Williams, C.L. 1981 Suckling isn't feeding, or is it? A search for developmental continuities. In J.S. Rosenblatt, R.A. Hinde, C. Beer, & M. Bunsel (eds.), *Advances in the Study of Behavior. vol. 13*. New York: Academic Press. Pp. 219-254.
- Harlow, H.F. 1959 Love of infant monkeys. *Scientific American*, **200**, 68-74.
- 波多野完治 1965 ピアジェの発達心理学 白土社
- 平井信義 1975 学校ぎらい 日新報道出版部
- Johanson, I.B., & Hall, W.G. 1980 The ontogeny of feeding in rats. III. Thermal determinants of early ingestive responding. *Jouranl of Comparative and Physiological Psychology*, **94**, 977-992.
- クラウス, M. H. & ケネル, J. H. 竹内 徹・柏木哲夫 (訳) 1979 母と子のきずな 医学書院 (Klaus, M.H. & Kennel, J.H. 1976 *Maternal-bonding: The Impact of Early Separation or Loss on Family Development*. The C.V. Mosby Company)
- Lehrman, D.S. & Rosenblatt, J.S. 1971 The study of behavioral dvelopment. In H. Moltz (ed.)

- The ontogeny of Vertebrate behavior*. New York: Academic Press. Pp. 1-27.
- Leon, M., Crosskerry, P.G., & Smith, G.K. 1978 Thermal control of mother-young contact in rats. *Physiology and Behavior*, **21**, 793-811.
- マイヤー, H. W. 大西誠一郎(監訳) 児童心理学三つの理論 (Maier, H.W. 1965 *Three theories of child development*. New York: Harper & Row.)
- Martin, L.T., & Alberts, J.R. 1979 Taste aversions to mother's milk: The age-related role of nursing in acquisition and expression of a learned association. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **93**, 430-445.
- Martin, P. 1985 The meaning of weaning. *Animal Behaviour*, **32**, 1257-1259.
- Martin, P. 1986 Weaning: A reply to Cousilman & Lim. *Animal Behaviour*, **33**, 1024-1026.
- 宮本邦雄 1982 ラットにおける吸乳行動に関する研究 東海女子大学紀要, **1**, 89-102.
- 宮本邦雄 1986 ラットの母親行動及び情動反応性に及ぼす離乳前ハンドリングの効果 動物心理学年報 **36**, 65-75.
- 宮本邦雄 1987 ラットにおける授乳行動と吸乳行動に及ぼす母仔分離の影響 心理学研究, **58**, 233-239.
- 宮本邦雄・藤田 統 1983 ラットにおける吸乳行動の研究—仔の食物剥奪及び母親の授乳日齢の影響—心理学研究, **54**, 147-152.
- Moore, C.L., & Moelli, G.A. 1979 Mother rats interact differently with male and female offspring. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **93**, 677-684.
- Nicoll, C.S., & Meites, J. 1959 Prolongation of lactation in the rat by litter replacement. *PSEB*, **101**, 81-82.
- Priestnall, R. 1972 Effects of litter size on the behaviour of lactating female mice (*Mus musculus*). *Animal Behaviour*, **21**, 386-394.
- Oppenheim, R.M. 1980 Metamorphosis and adaptation in the behavior of developing organisms. *Developmental Psychobiology*, **13**, 353-356.
- Ostabalova, I., Bibr, B., Babicky, A., Parizek, J., & Kolar, J. 1971 Transfer of 85 Sr from lactating rats to sucklings as affected by the size of the litter. *Physiol. Bohemoslov.* **20**, 374-383.
- Rosenblatt, J.S. 1965 The basis of synchrony in the behavioral interaction between the mother and her offspring in the laboratory rat. In B. M. Foss (ed.) *Determinants of Infant Behaviour III*. London: Methuen. Pp. 3-45.
- Rosenblatt, J.S. 1967 Nonhormonal basis of maternal behavior in the rat. *Science*, **156**, 1512-1514.
- Rosenblatt, J.S. 1969 The development of maternal responsiveness in the rat. *American Journal of Orthopsychiatry*, **39**, 36-56.
- Rosenblatt, J.S. 1970 Views on the onset and maintenance of maternal behavior in the rat. In L.R. Aronson, E. Tobach, D.S. Lehrman, & J.S. Rosenblatt (eds.), *Development and Evolution of Behavior: Essays in Memory of T.C. Schneirla*. San Francisco: Freeman. Pp. 489-515.
- Rosenblatt, J.S., & Lehrman, D.S. 1963 Maternal behavior of the laboratory rat. In H. Rheingold (ed.), *Maternal Behavior in Mammals*. New York: Wiley. Pp. 8-57.
- スピッツ, R. A. 古賀行義(訳) 1965 母子関係の成り立ち 同文書院 (Spitz, R. A. 1957 *Die Entstehung der ersten Objektbeziehungen*. Stuttgart: Klett.)
- Teitelbaum, P., Cheng, M.F., & Rozin, P. 1969 Development of feeding parallels its recovery after hypothalamic damage. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **67**, 440-441.
- Thiels, E., & Alberts, R. 1985 Milk availability modulates weaning in the Norway rat (*Rattus norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology*, **99**, 447-456.
- Trivers, R.L. 1972 Parental investment and sexual selection. In B. Campbell (ed.) *Sexual Selection and the Descent of Man 1871-1971*. Chicago: Aldine; London: Heinemann. Pp. 136-179.
- Trivers, R.L. 1974 Parent-offspring conflict. *American Zoology*, **14**, 249-264.
- Williams, C.L., Hall, W.G., & Rosenblatt 1980 Changing oral cues in suckling of weaning-age rats: A possible contribution to weaning. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **94**, 472-483.
- Wirth, J., & Epstein, A.N. 1976 Ontogeny of thirst

離乳における諸問題

in the infant rat. *American Journal of Physiology*, **230**, 188-198.
Woodside, B., & Leon, M. 1980 Thermoendo-

crine influences on maternal nesting behavior in rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **94**, 41-60.